3. Nach einer 14-tägigen Ruhepause gibt eine adulte *Naja nigricollis* auf elektrischen Reiz hin durchschnittlich 112 mg (Maximum 170 mg) Gift ab. Wird ein Tier andauernd dazu gereizt, kann es bis zu 28 mal hintereinander „speien“ und dabei insgesamt bis zu 135 mg Gift ausstossen; durchschnittlich werden in einem „Speiakt“ 3,7 mg Gift verspritzt.

4. Für Mäuse des SIM-Stammes beträgt die LD_{50} auf 1 g Körpergewicht der Maus nach i.v. Applikation 1,2 γ, nach s.c. Applikation 1,9-2,2 γ. Zeitlich wirkt das Gift i.v. rascher als s.c. Für Mäuse aus Dar es Salaam liegt die LD_{50} i.v. pro g bei 0,58-0,61 γ. Es gibt keinen Unterschied in der Wirksamkeit des „gespienen“ und des beim „Biss“ abgegebenen Giftes.

5. Bei 253,7 mμ verlaufen die UV-Absorptionskurven für „gespienes“ wie für beim „Biss“ abgegebenes Gift gleich.

6. Anhand eines Modells wird gezeigt, dass zum Verspritzen des Giftes über 2 m Distanz etwa 1,5 kg/cm^2 Druck benötigt werden. Dank Anordnung und Bau dürfte der Giftapparat einer solchen Leistung ohne weiteres fähig sein.

N° 22. **J. Kälin,** Freiburg. — Zur Ontogenese und Phylogenese des Schädels bei den höheren Primaten. (Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen.)

Zoologisch-vergl.-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Im Jahre 1931 hatte Dabelow erstmals darauf hingewiesen, dass für die Untersuchung morphogenetischer Prozesse am Schädel höherer Wirbeltiere und insbesondere der Säuger eine Methode des Vergleiches zu suchen sei, welche im Prinzip von der Achse des Hirnstammes im Gebiete des Rhombencephalon bestimmt werde. 1946 wurde von Kälin erstmals die Orientierung nach den Clivuskoordinaten vorgeschlagen. Diese Methode entspricht der erwähnten Forderung von Dabelow; ihr Prinzip ist u.a. vom Max-Planck-Institut für Hirnforschung übernommen worden. Dabei wird der Schädel derart orientiert, dass die in der Medianebene liegende

Tangente an die cerebrale Oberfläche des Clivus horizontal verläuft. Die Gerade, welche durch das Basion geht, sowie auf der erwähnten Tangente senkrecht steht, bildet im Schnittpunkt mit ihr den Null-Punkt des Koordinatensystems. Ausgehend von dieser Orientierung wurden (Kälin, 1946) morphogenetische Prozesse in der Medianebene des Endocranium untersucht. Dabei konnte gezeigt werden, dass der infraclivale Sektor bei den *Platyrrhini*, den *Cercopithecoidea* und den *Pongoidea* relativ verkleinert, der supraclivale Sektor aber vergrössert wird. Unverkennbar ist auch der mehr oder weniger generelle Trend zur Verkleinerung des postclivalen Sektors. Für *Gorilla*, *Presbytis* und *Papio* konnte eine umwegige Entwicklung im praeclivalen Sektor nachgewiesen werden, indem, ausgehend von einem relativ späteren Fetalstadium, der praeclivale Teil der Schädelbasis gesenkt und nachträglich wieder gehoben wird. Diese Feststellungen liessen es wünschbar erscheinen, die Morphogenese des Endocranium weiter zu verfolgen und insbesondere ihre Beziehungen zur Änderung des Gesichtsschädels festzustellen.

Nachdem schon vorläufige Beobachtungen darauf hinzuweisen schienen, dass das Längenwachstum der Schädelbasis im Clivus besonders intensiv sei, wurde der Längenindex des Clivus (Abb. 1) berechnet (Länge des Clivus in Prozenten der totalen inneren Basislänge am Endocranium, in der Einstellung nach den Clivuskoordinaten gemessen). Es ergaben sich daraus folgende Werte: *

Tab. 1.

	$\frac{KL \times 100}{NK}$	
	Juvenil	Adult
Cebus capucinus	(4) 28,0	35,4 (12)
Macaca cynomolgus	(12) 32,4	35,6 (12)
Presbytis cristatus	(9) 30,7	35,0 (12)
Papio hamadryas	(3) 30,2	37,8 (4)
Symphalangus synd.	(5) 32,5	35,6 (9)
Pan troglodytes	(2) 30,0	37,7 (5)
Pongo pygmaeus	(2) 27,6	40,7 (10)
Gorilla gorilla	(1) 26,7	39,5 (10)
Homo sapiens	(1) 30,9	35,3 (1)

* Die Ziffern in Klammern () geben die Individuenzahlen an.

Im weiteren wurden die Neigungswinkel der Fronton-Occipiton-Geraden (F.O.) der Sphenoidealebene (S.S.) und der Gaumenebene (P.P.) zur Clivusebene gemessen. Tabelle 2 umfasst die Mittelwerte und die Variationsbreiten des untersuchten Materials zusammen:

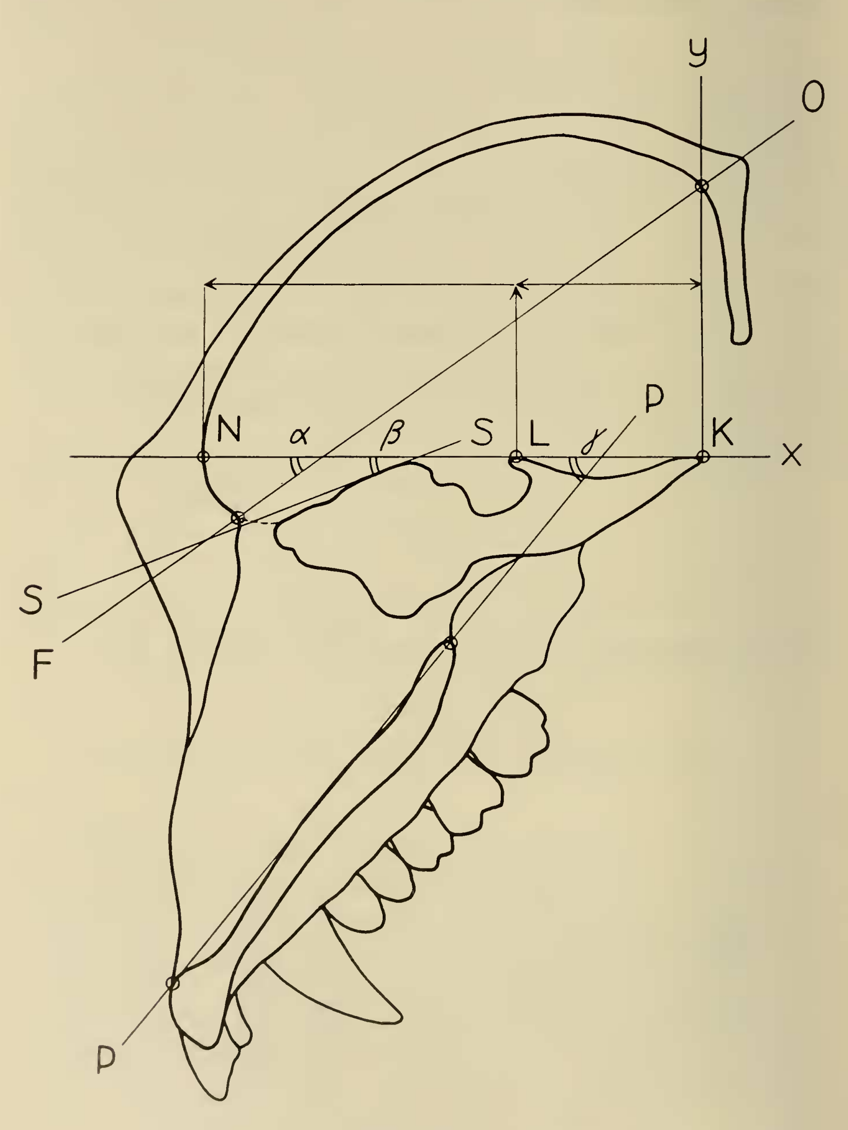


Abb. 1.

Tab. 2.

Neigungswinkel	F.O.		S.S.		P.P.	
	Juvenil	Adult	Juvenil	Adult	Juvenil	Adult
Cebus capucinus (juv 4, ad. 4)	M 44,0 (41,0—46,5)	M 33,5 (29,0—37,0)	M 36,5 (26,0—50,0)	M 20,0 (17,0—23,0)	M 54,0 (51,0—59,0)	M 39,0 (31,0—44,0)
Macaca cynomolgus (juv. 12, ad. 12)	M 42,5 (35,5—48,0)	M 35,5 (32,0—39,0)	M 42,0 (26,5—58,5)	M 31,5 (18,0—40,0)	M 60,0 (54,0—63,5)	M 51,5 (40,0—59,0)
Presbytis cristatus (juv. 7, ad. 7)	M 46,0 (39,0—52,0)	M 38,0 (33,0—43,0)	M 40,5 (34,0—57,0)	M 36,0 (21,0—41,0)	M 56,5 (49,0—62,0)	M 49,0 (44,5—55,0)
Papio hamadryas (juv. 3, subad. 1, ad. 5)	M 56,0 (51,0—63,0)	M 42,0 (30,0—51,0)	M 52,5 (50,0—56,0)	M 30,0 (25,0—37,5)	M 76,5 (67,0—89,5)	M 72,5 (62,0—75,0)
	46,0		45,5		74,0	
Symphalangus synd. (juv. 5, ad. 5)	M 40,0 (37,5—42,0)	M 31,5 (29,0—35,0)	M 38,5 (32,0—43,0)	M 18,5 (11,0—29,0)	M 45,0 (37,0—55,0)	M 26,0 (22,0—33,0)
Pan troglodytes (juv. 2, subad. 1, ad. 5)	M 54,5 (47,0—62,0)	M 42,5 (39,0—46,0)	M 42,0 (34,0—50,0)	M 30,5 (22,0—38,5)	M 43,5 (42,0—45,0)	M 31,0 (28,0—36,0)
	46,0		30,0		36,5	
Pongo pygmaeus (juv. 2, ad. 10)	M 41,5 (40,5—43,0)	M 45,0 (40,0—50,0)	M 51,5 (43,5—60,0)	M 46,0 (31,0—53,5)	M 27,0 (23,5—31,0)	M 24,0 (17,5—39,0)
Gorilla gorilla (juv. 1, subad. 1, ad. 10)	55,0	M 41,5 (35,0—50,0)	35,5	M 36,5 (23,0—52,0)	53,0	M 34,5 (21,0—47,5)
	59,0		55,0		51,0	
Homo sapiens (juv. 1, ad. 2)	63,0	M 59,5 (52,0—67,0)	31,0	M 60,5 (58,5—63,0)	54,0	M 65,0 (63,0—67,0)

Für *Cebus*, *Papio* und *Symphalangus* überschneiden sich auch die Variationsbreiten nicht. Mit Ausnahme der erhaltenen Werte für die Fronton-Occipiton-Gerade bei *Pongo*, für die Sphenoidalebene bei *Gorilla* und für die Sphenoidealebene und die Gaumenebene beim Menschen, kommt allgemein der Trend zur Verkleinerung der Winkelwerte zum Ausdruck. Es ergibt sich also die generelle Hebung des Gesichtsteiles nach vorn, sowie die Drehung der Sphenoidalebene nach vorn und oben und die relative Abflachung des Neurocranium, wie sie aus der Stellungsänderung der Fronton-Occipiton-Geraden hervorgeht.

Bei der Gattung *Papio* zeigt sich, wie verschieden die Stellung der Gaumenebene bei durchaus gleichartig extremer Schnauzenbildung und fast völlig übereinstimmender Kontur der praeclivalen Basis-Innenseite und gleicher Orientierung des Planum sphenoideum sein kann. Daraus ergibt sich die weitgehende Unabhängigkeit der Basisform von der Entwicklung des Splanchocranium, was wiederum damit zusammenhängen dürfte, dass das Endocranium seine definitive Grösse und Form bereits in einem Zeitpunkt erreicht hat, in welchem das intensive Wachstum des Gesichtsteils noch lange anhält (Abb. 2.)

Um die Beziehungen zwischen den morphogenetischen Änderungen des Endocranium in der Sagittalebene zu seiner Gesamtform und zur Form des Gehirnes zu untersuchen, sind am gesamten vorliegenden Material Ausgüsse des Endocranium hergestellt worden. Es ergibt sich, dass mit Ausnahme von Pongo und Homo eine generelle Hebung des Lobus frontalis und eine Abflachung des über der Basisebene (Clivusebene) liegenden Abschnittes von Gehirn und Endocranium anzunehmen ist. (Für *Pongo* ist das vorliegende Material zu einer sicheren Schlussfolgerung ungenügend.) Die Superposition von juvenilem und adultem Schädel nach den Clivuskoordinaten ergibt für *Cercopithecoidea* und *Pongoidea* fast durchwegs eine Hebung des Porus acusticus externus und seine Verschiebung nach vorn. Die Hebung des Lobus frontalis und der praeclivalen Schädelbasis sind also auch mit Hebungsvorgängen in der Seitenwand des Schädels mehr oder weniger deutlich verbunden.

Wenn man juvenile und adulte Schädel nach der Ohr-Augen-Ebene («Fankfurter Horizontalebene») orientiert, zeigt sich mit relativer Grössenzunahme des Gesichtsteiles in verschiedenen Gruppen ein paralleler evolutiver Trend. Er besteht in der zuneh-

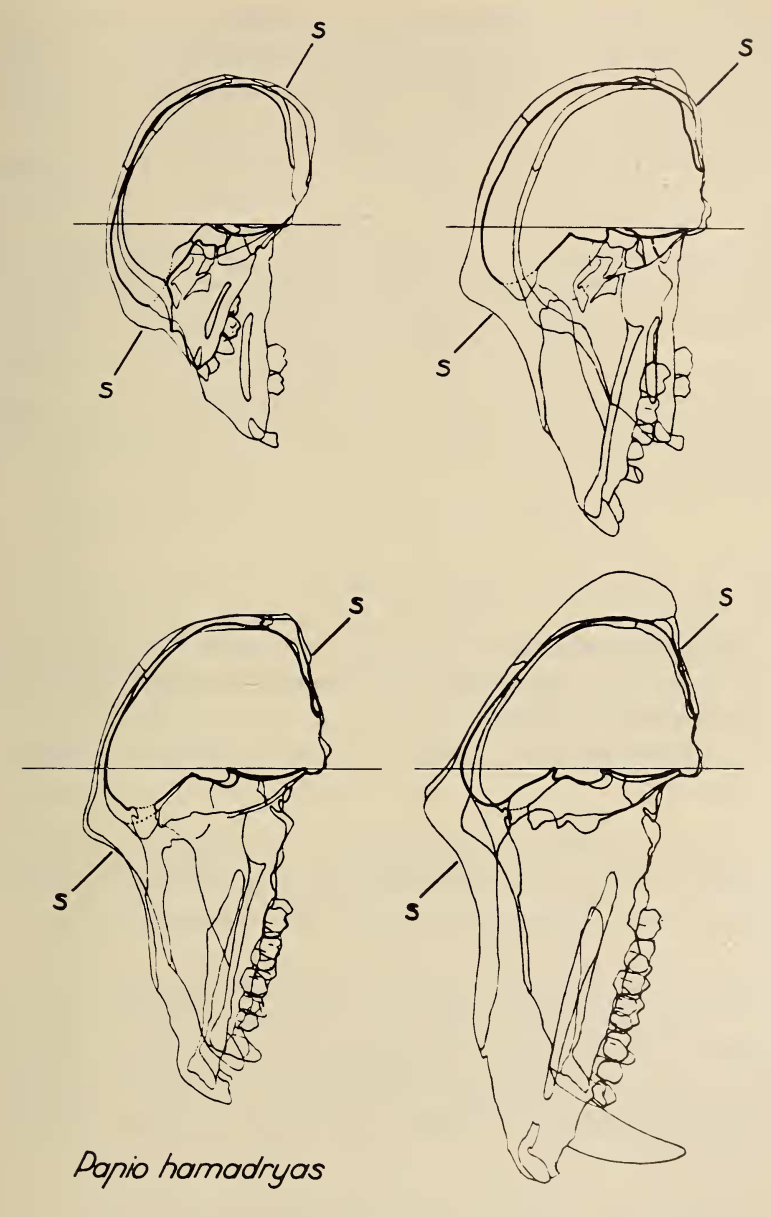


Abb. 2.

Superpositionen von je zwei postfetalen Entwicklungsstadien (total fünf Stadien) von *Papio hamadryas*. Man beachte, dass bereits auf dem dritten Stadium die definitive Form und Grösse des Endocraniums im wesentlichen erreicht ist, während das Splanchnocranium noch mächtig auswächst.

menden Prognathie, der stärkeren Ausbildung des Torus supraorbitalis und der zunehmenden Abflachung der Stirn. Diese proscopine Trias ist bei Pongiden, Australopitheciden und Hominiden nachzuweisen.

Der Vergleich einer modellhaften Vorstufe der Hominiden (Australopithecide der A-Gruppe) mit Vertretern der *Archaeanthropi*, *Palaeanthropi* und der *Neanthropi* unter Anwendung von Transformationskoordinaten zeigt, dass die Gesamtform des Schädels bei den Hominiden in der Phylogenese auf dem Weg einer progressiven Deviation mit differenzierter Acceleration des Schädelwachstums, namentlich im dorsalen Gebiet und in einem zentralen Sektor (der sich mehr oder weniger weit mit Bereichen des Lobus frontalis und des oberen Gesichtsteiles deckt) verwirklicht wurde.

Résumé

Utilisant la méthode d'orientation des coordonnées du Clivus, Kälin avait étudié certains aspects des processus morphogénétiques du crâne chez les Primates.

En poursuivant ces études, l'auteur a obtenu les résultats suivants:

1. La mise en évidence d'une croissance allométrique positive du Clivus par rapport à la longueur de la base cranienne interne chez *Cebus* et toutes les espèces des Catarrhiniens étudiés;

2. Des modifications des angles entre le plan du Clivus, d'une part, et la ligne Fronton-Occipiton, le plan sphénoïdal et le plan du palatin, d'autre part. Tous ces angles diminuent généralement dans le matériel étudié et mentionné dans la tabelle 2 (exception chez *Pongo pygmaeus* Hoppius, *Gorilla gorilla* Wyman et *Homo sapiens* L.);

3. Les exemples donnés pour le genre *Papio* montrent que l'orientation de la partie faciale peut être très différente chez des espèces dont l'orientation du plan sphénoïdal et la base cranienne sont presque identiques;

4. La forme de l'endocranium est largement indépendante des dimensions relatives de la région faciale et de son orientation, ce qui s'explique par le fait que le cerveau et l'endocranium ont presque atteint les dimensions définitives à un moment où la croissance de la partie faciale peut encore se poursuivre longtemps;

5. Des mesures prises sur les moulages endocraniens, il ressort que généralement le lobe frontal subit un relèvement et que la partie du cerveau située au-dessus du plan du Clivus s'abaisse en général relativement à la longueur totale du pallium;

6. Le Porus acusticus externus s'élève presque toujours en se déplaçant un peu en avant. Le relèvement du lobe frontal est donc accompagné par des mouvements morphogénétiques parallèles dans les parois latérales du crâne;

7. Si l'on oriente le crâne selon le plan de Francfort (Orbitale-Porion), une tendance commune aux Australopithécidés, aux Pongidés et à différents groupes d'Hominidés fossiles se manifeste dans la « Trias proscopine ». Elle comprend l'augmentation de la prognathie, le renforcement du Torus supraorbitalis et l'abaissement du front en corrélation avec l'augmentation relative de la partie faciale du crâne;

8. La comparaison d'un Australopithécidé du groupe « A » *(Plesianthropus transvaalensis)* avec différents groupes d'Hominidés *(Homo erectus*, *Homo sapiens neanderthalensis* et *Homo sapiens sapiens)* révèle, grâce à la méthode des coordonnées de transformation, une déviation progressive dans la forme du crâne qui est en contradiction avec l'hypothèse de la fétalisation. Il s'agit d'une déviation par accélération progressive de la croissance. Cette croissance présente une allométrie différenciée de certaines régions, surtout de la partie dorsale (dans l'orientation selon les coordonnées du Clivus) et d'un secteur coïncidant partiellement avec la région du lobe frontal, en vue latérale.

Summary

The purpose of this report is to present different changes of shape and proportions of primate skulls detected by means of a method for the morphological comparison of vertebrate skulls proposed by the author in 1946:

1. The longitudinal growth of the clivus is allometric in relation to the total inner basal length.

2. The angles formed, on one hand, by the clivus plane and the fronton-occipiton line, the sphenoidal plane, as well as the palatinal plane on the other hand, are clearly decreasing from juvenile to adult stages (exceptions in *Pongo pygmaeus* Hoppius, *Gorilla gorilla* Wyman, *Homo sapiens*, L.).

3. Among the genus *Papio*, though almost identical shape of the endocranium in different species a very different position of the palatinal plane may be realized. This is made plain by the fact that while the endocast is getting its final size and shape, the facial part keep growing until its ontological development has reached an adult stage.

4. Endocast measurements from all the available material show a relatively diminishing height of the part overlying the plane of the clivus in relation with the total length. There is a general trend to elevate the frontal lobe of the brain; the *porus acusticus externus* generally shifts into a terminal and dorsal direction. This is the proof that dislocations in the lateral walls of the neurocranium are correlated with the lifting of the frontal lobe.

5. Using orientation of the plane of Francfort we can observe a common trend in phylogenetic processes in Australopithecidae, Pongidae, and several groups of fossil Hominids, which in comparison with the relative growth of the face, involves, especially the "proscopine trias". It is expressed by increasing prognatism and enforcement of the torus supraorbitalis and the flattening of the forehead.

6. Comparison of an Australoepithecid of the " A group " with different groups of Hominids provides a means, through the method of transformation coordinates, to establish a progressive deviation in the skull's shape that contradicts the hypothesis of fetalization. This progressive deviation in phylogeny includes progressive acceleration of growth representing a differenciated allometry which especially affects the dorsal part and a region containing the frontal lobe.

WICHTIGSTE LITERATUR

BIEGERT, J. 1957. *Der Formwandel des Primatenschädels.* Morpholog. Jahrbuch, Vol. 98.

KÄLIN, J. 1946. *Zum Problem der menschlichen Stammesgeschichte.* Experientia, Vol. II/8.

— 1957. *Zur Morphogenese des Primatenschädels.* Homo, Bericht über die 5. Tagung der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie. Musterschmidt-Verlag, Göttingen.